RELATIONS HÔTES-PARASITES CHEZ LES TRICHOSTRONGYLOIDES

PAR

M.-C. DURETTE-DESSET

Parmi les Nématodes parasites de Vertébrés, les Trichostrongyloidea offrent de nombreux avantages pour des études systématiques et phylétiques :

1) Un très grand nombre de genres et d'espèces existent dans le monde entier et parasitent tous les Vertébrés terrestres.

2) Sous une uniformité apparente, leur morphologie est riche (synlophe, tête, bourse caudale du mâle, appareil génital de la femelle...).

3) On connaît leurs ancêtres libres, les Rhabditides, ce qui, joint au phénomène de récapitulation ontogénique, permet de savoir dans quel sens va leur évolution.

Tous ces facteurs permettent d'établir de bonnes sériations morphologiques, qui fournissent une base solide pour préciser les rapports hôtes-parasites.

Enfin, les Trichostrongyloidea apparaissent comme un groupe d'évolution relativement récente, car, si les formes archaïques peuvent être datées de la fin du Secondaire, l'expansion de la super-famille a eu lieu tout au long du Tertiaire et même au Quaternaire, lorsqu'elle a colonisé les Mammifères.

En nous appuyant sur les bases morphologiques, nous avons cherché à reconstituer l'évolution des Trichostrongyloidea et leur filiation respective, et nous avons pu constater que chaque lignée est non seulement caractéristique de certains groupes d'hôtes, mais aussi de régions biogéographiques bien déterminées.

Dans un premier chapitre, nous allons analyser différentes lignées parasitaires, chacune étant prise comme exemple d'un facteur dont nous voudrions souligner l'importance dans les interactions hôtes-parasites.

Dans un second chapitre, à partir de ces données, nous essayerons de combiner ces différents facteurs pour indiquer comment nous concevons l'évolution hôtes-parasites chez les Trichostrongyloidea.

I. — ANALYSE DE QUELQUES LIGNÉES

1. *Les Herpetostrongylinae* (fig. 1)

Excepté deux genres parasites de Reptiles (Varans en Inde et en Malaisie, Varans et Pythons en Australie), l'évolution de la sous-famille s'est faite chez les Marsupiaux australiens. Les parasites les plus primitifs se trouvent chez les Marsupiaux les plus primitifs, les Dasyuroidea, les parasites les plus évolués chez les Marsupiaux les plus évolués, les Phalangeroidea et, en particulier, les Macropodidae. (Les Perameloidea ne sont pas parasités par les Herpetostrongylinae. La seule espèce connue chez eux est un parasite de Dasyure).

Source : MNHN, Paris

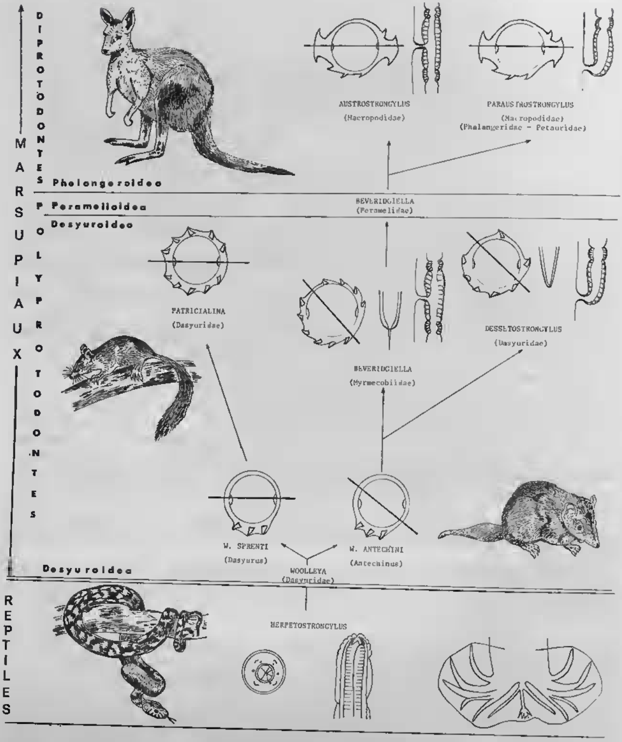

Fig. 1. — Les Herpetostrongylinae.

Source : MNHN, Paris

L'évolution de la sous-famille a donc suivi celle des Marsupiaux australiens et a dû s'effectuer dans la seconde moitié du Tertiaire. Mais son origine reste une énigme. En effet, les caractères morphologiques ne nous permettent pas de trancher entre un passage des Reptiles aux Marsupiaux, puis évolution chez ces derniers, ou, au contraire, une capture par les Reptiles des parasites de Marsupiaux.

DANS UNE RÉGION GÉOGRAPHIQUE ISOLÉE, UNE LIGNÉE PARASITAIRE PEUT ÉVOLUER PARALLÈLEMENT A L'ÉVOLUTION DE LA LIGNÉE D'HÔTES.

2. *Les Molineinae* (fig. 2)

Cette sous-famille se rencontre à la fois chez les Batraciens-Reptiles et chez les Mammifères. L'analyse morphologique montre que les Molineinae de Mammifères dérivent directement de ceux de Batraciens-Reptiles.

Le spectre d'hôtes des Mammifères est largement diversifié : Carnivores, Tubulidentés, Insectivores Tenrecoïdea, Pholidotes, Chiroptères du Vieux Monde, Tupaïdae, Primates, et quelques Sciuridés du Vieux Monde.

A l'exclusion des Vertébrés d'Amérique du Sud et d'Australie, on y trouve donc presque tous les Vertébrés terrestres anciens (le passage Créodontes-Carnivores s'étant fait progressivement). D'après Chabaud, un hôte « ancien » est un animal actuel peu différent des fossiles qui existaient à une ère géologique ancienne.

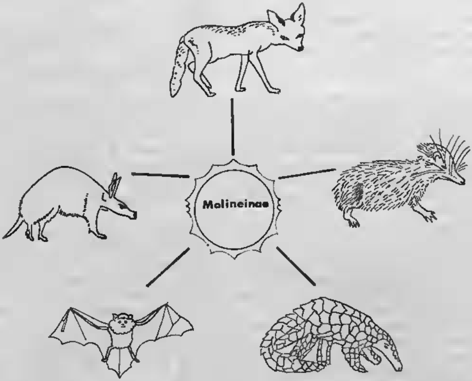

Fig. 2. — Les Molineinae.

Les Molineinae apparaissent donc caractéristiques du début du Tertiaire, date à laquelle les lignées d'hôtes dont nous avons parlé plus haut, étaient déjà en place.

UNE LIGNÉE PARASITAIRE PEUT CONTAMINER UN TRÈS LARGE SPECTRE D'HÔTES N'AYANT PAS FORCÉMENT D'AFFINITÉS ZOOLOGIQUES ENTRE EUX, MAIS ÉTANT APPARUS A LA MÊME ÉPOQUE GÉOLOGIQUE.

Source : MNHN, Paris

LORSQUE LES HÔTES RESTENT STABLES, LES NÉMATODES N'ÉVOLUENT PLUS QUE PAR DE FAIBLES SPÉCIATIONS, CE QUI, DANS CE CAS, PERMET DE CONDISÉRER UN NÉMATODE ACTUEL COMME UNE « RELIQUE » VIVANTE ET DE LA DATER.

3. *Les Trichostrongylidae* (fig. 3)

Sur des bases morphologiques, la famille a été divisée en 3 groupes. Chaque groupe est constitué de 2 sous-familles séparées par leur niveau évolutif.

Les trois sous-familles les plus évoluées sont parasites de Ruminants (Bovidés-Cervidés). Elles ne dérivent pas de parasites de Ruminants primitifs, mais de sous-familles qui ont pris naissance soit chez des Oiseaux Ratites, soit chez des Mammifères anciens, mais qui sont toutes trois également parasites de Lagomorphes.

UNE LIGNÉE PARASITAIRE PEUT S'ÉTABLIR CHEZ DES HÔTES N'AYANT PAS D'AFFINITÉS ZOOLOGIQUES ENTRE EUX, MAIS AYANT LE MÊME RÉGIME ALIMENTAIRE (HERBIVORES STRICTS PAR EXEMPLE).

4. *Les Heligmonellidae* (fig. 4)

Cette famille semble avoir pris naissance vers l'Éocène dans l'Ancien Monde, chez les Insectivores Talpoidea.

La sous-famille la plus primitive, les Heligmonellinae, se rencontre chez les Hystricognathes, c'est-à-dire les Rongeurs Phiomorphes africains et les Rongeurs Caviomorphes du Nouveau Monde. Dans l'Ancien Monde, elle parasite également les Lagomorphes.

Il faut donc admettre un passage au cours du Tertiaire des Rongeurs africains en Amérique du Sud.

Alors que, dans l'Ancien Monde, les Heligmonellinae donnent naissance aux Brevistriatinae parasites de Sciuridés, Hystricidés et Gliridés, dans le Nouveau Monde, les Heligmonellinae donnent naissance aux Pudicinae parasites de certaines familles de Caviomorphes, puis des Sciuridés qui se contaminent à leur tour, lorsqu'ils arrivent en Amérique du Sud à la fin du Tertiaire.

Curieusement, la dernière sous-famille, les Nippostrongylinae, est morphologiquement moins évoluée que les deux précédentes. Elle semble avoir pris naissance directement à partir des Heligmonellinae, à une époque relativement récente (Miocène), ce qui correspond à l'explosion des Muridés, nés en Asie du Sud-Est.

Il faut donc admettre que, pendant une bonne partie de l'Oligocène, qui correspond à la diversification des Cricétodontes, les Heligmonellidae étaient en repos évolutif.

La réussite évolutive de cette sous-famille est remarquable. Elle a conquis la plupart des Rongeurs Phiomorphes, qu'ils soient apparus avant les Muridés, comme les Cricétidés et les Gerbillidés, ou qu'ils soient apparus postérieurement, comme les Arvicolidés.

Chaque grande région biogéographique a reçu un rameau évolutif, mais le plus intéressant nous paraît être celui qui a conquis le Nouveau Monde.

Au Miocène supérieur, les Muridés se répandent dans la région paléarctique.

Les Nippostrongylinae contaminent les Arvicolidés (genre *Boreostrongylus*) et passent avec eux en Amérique du Nord par le détroit de Behring.

Au contact des Cricétidés néarctiques, le genre *Boreostrongylus* évolue en *Hassalstrongylus*, puis en *Stilestrongylus*. Ce dernier genre passe en Amérique du Sud au Pliocène Supérieur avec les Cricétidés, lors de l'émersion de l'Isthme de Panama.

Alors que les espèces paléarctiques étaient en nombre restreint, on assiste à une explosion considérable des espèces chez les Cricétidés néotropicaux.

APRÈS UNE PÉRIODE DE REPOS, UNE LIGNÉE PARASITAIRE EST CAPABLE DE CONQUÉRIR DE NOUVEAUX HÔTES, QUELLE QUE SOIT LEUR PÉRIODE D'APPARITION, POURVU QU'ILS SE TROU-

Source : MNHN, Paris

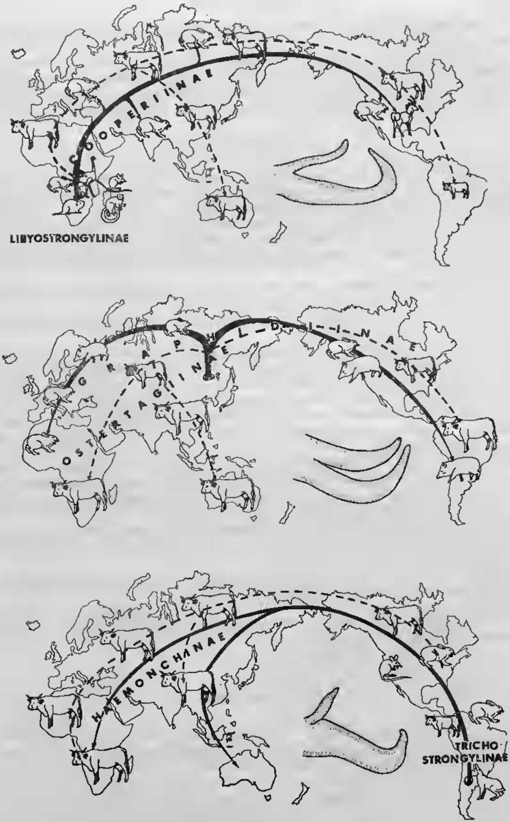

Fig. 3. — Les Trichostrongylidae (d'après Durette-Desset et Chabaud, 1977).
Les Trichostrongylidae

Source : MNHN, Paris

VENT EUX-MÊMES EN PÉRIODE D'EXTENSION (EXPLOSION DES CRICÉTIDÉS LORS DU PASSAGE EN AMÉRIQUE DU SUD).

LE DEGRÉ D'ÉVOLUTION D'UN NÉMATODE PARASITE NE DONNE PAS OBLIGATOIREMENT DE PRÉCISIONS SUR SA DATE D'APPARITION. LES NIPPOSTRONGYLINAE (2e POUSSÉE ÉVOLUTIVE A PARTIR DES HELIGMONELLINAE) N'ATTEIGNENT PAS LE NIVEAU D'ÉVOLUTION DES BREVISTRIATINAE — PUDICINAE (1e POUSSÉE ÉVOLUTIVE A PARTIR DES HELIGMONELLINAE).

5. *Les Heligmosomidae* (fig. 5)

Les formes les plus primitives de la famille se rencontrent chez les Insectivores Soricidés, ce qui fait remonter l'origine de la famille à l'Éocène environ. Nous ne connaissons pas de formes plus anciennes. Il est cependant intéressant de remarquer que le synlohpe (élément morphologique très important dans l'évolution des Trichostrongyloidea) est le même que celui rencontré chez les formes les plus primitives des parasites de Marsupiaux sud-américains et australiens.

L'évolution de la famille se poursuit chez les Lagomorphes paléarctiques et les Sciuridés néarctiques.

A la fin du Pliocène, la famille (genres *Heligmosomum* et *Heligmosomoides*) passe chez les Arvicolidae lors de la différenciation de ces derniers.

D'un point de vue parasitologique, il serait intéressant d'admettre que l'origine des Arvicolidae peut être située en Europe Centrale.

Dans cette hypothèse, les Nématodes auraient évolué au fur et à mesure des migrations des Arvicolidés et seraient passés avec eux en Amérique du Nord — par le détroit de Behring —. En effet, on constate que plus un Arvicolidae est éloigné du centre de la région paléarctique, plus les spicules du Nématode s'allongent et plus le nombre de crêtes cuticulaires augmente.

Les Arvicolidae apparaissent donc comme les hôtes fondamentaux des genres *Heligmosomum* et *Heligmosomoides*. Il existe cependant quelques parasites de capture que l'on rencontre chez divers Rongeurs en Europe Centrale.

Un de ces parasites de capture, *Heligmosomoides polygyrus* (= *Nematodiroides dubius*), que l'on trouve chez le Mulot et la Souris domestique en Europe, nous paraît particulièrement intéressant.

En effet, dans la région néarctique, en plus des *Heligmosomoides* d'origine paléarctique, on trouve deux sous-espèces d'*Heligmosomoides polygyrus*.

L'analyse morphologique indique qu'une première subspéciation existe chez la Souris domestique américaine et que, à partir de celle-ci, une deuxième subspéciation a eu lieu chez des Rongeurs sauvages américains.

L'espèce n'a pu être introduite que par bateau, avec la Souris domestique, et elle a, en l'espace de trois siècles, subi deux fortes subspéciations successives.

LES TRICHOSTRONGYLOIDEA SONT ENCORE, À L'ÉPOQUE ACTUELLE, POUR CERTAINES LIGNÉES, EN ACTIVITÉ ÉVOLUTIVE.

II. — Conclusions

D'après les données qui précèdent, un phénomène rencontré avec une extrême fréquence, et qui nous semble avoir une importance essentielle, est le phénomène de capture : une espèce adaptée à un hôte déterminé est très souvent capable de passer sur un hôte de nature zoologique bien différente, mais elle subit alors un isolement et une spéciation d'intensité plus ou moins grande.

Ce phénomène de capture (changement d'hôte, accompagné de spéciation) peut être un évènement mineur (le genre *Stilestrongylus* est caractéristique des Arvicolidés et des Cricétidés, mais une espèce se trouve chez un Échimyidé), mais peut également constituer un évènement majeur d'évolution (*Boreostrongylus*, parasite de Muridés, s'adapte aux Arvicolidés nord-américains et va donner nais-

Source : MNHN, Paris

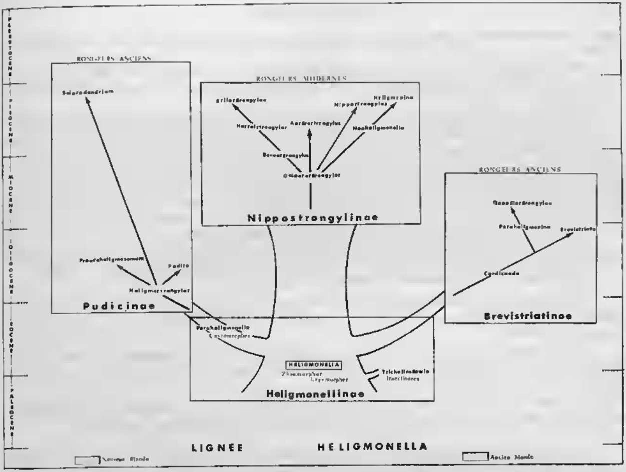

Fig. 4. — Les Heligmonellidae (d'après Durette-Desset, 1971).

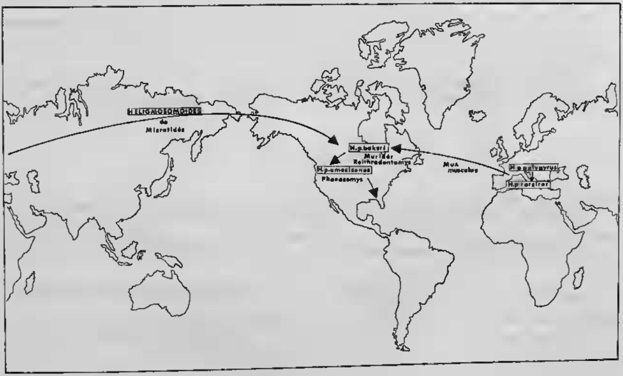

Fig. 5. — Les Heligmosomidae (d'après Durette-Desset, Kinsella et Forrester, 1972).

Source : MNHN, Paris

sance à une série évolutive puissante chez ces animaux, puis chez les Cricétidés dans tout le Nouveau Monde).

Sauf exception il n'y a pas, dans nos groupes, d'évolution parallèle entre l'hôte et le parasite. Les parasites chez un hôte déterminé ne dérivent pas obligatoirement des parasites de l'ancêtre de cet hôte.

Nous avons, en accord avec A. G. Chabaud et d'autres collègues du laboratoire, toujours été frappés par le fait qu'un groupe parasitaire semble caractéristique d'une époque géologique bien déterminée. Par exemple, les Insectivores et les Marsupiaux, qui sont les premiers Mammifères apparus avant le Tertiaire, ont des parasites qui se ressemblent étonamment et qu'on ne retrouve pas chez d'autres animaux, sauf parfois les Carnivores. Mais on sait que le passage Créodontes — Carnivores a été progressif, la limite entre les deux groupes étant artificielle ; il peut donc être légitime de considérer ces animaux comme très anciens. Les Ruminants actuels, au contraire, ne ressemblent pas à leurs ancêtres et n'hébergent jamais de Trichostrongyloïdes primitifs.

D'autres Trichostrongyloïdes sont caractéristiques des animaux apparus au Miocène, par exemple, et ne se trouvent pas chez les animaux apparus avant ou après cette période.

Nous avons donc été amenés à formuler les hypothèses suivantes :

a) L'expansion et la diversification d'un groupe parasitaire s'effectuent au moment où il dispose de niches libres, c'est-à-dire, dans les faits, au moment où un groupe d'hôtes explose ou conquiert de nouveaux territoires.

b) La diversification des hôtes est une condition nécessaire pour permettre la diversification des parasites, mais elle n'est pas toujours suffisante si elle se produit à une époque où la lignée parasitaire est en repos évolutif.

c) Quand un parasite est adapté à un hôte, il n'évolue plus, ou seulement par des spéciations banales et de faible amplitude au fur et à mesure qu'il y a isolement dans les populations.

Le fait que nous puissions obtenir une image cohérente de l'évolution des Trichostrongyloïdes, fondée sur des données purement morphologiques et coïncidant avec ce que l'on connaît sur l'évolution et la biogéographie des hôtes, nous paraît être une bonne confirmation de ces hypothèses.

Les notions classiques d'évolution parallèle entre l'hôte et le parasite ont été établies surtout par l'étude de groupes d'évolution très ancienne (Cestodes, Protozoaires), où l'évolution des hôtes est vue de suffisamment loin pour qu'elle puisse coïncider avec la succession des périodes géologiques.

Dans le cas des Trichostrongyloidea, parasites plus plastiques, les phénomènes de capture revêtent une importance fondamentale et l'évolution reste en pleine activité, non seulement pendant toute la durée du Tertiaire, mais encore au Quaternaire.

La date d'apparition des hôtes, les périodes où ils conquièrent de nouveaux continents peuvent donc être beaucoup mieux précisées et les relations hôte-parasite apparaissent plus clairement.

BIBLIOGRAPHIE

Durette-Desset, M.-C., 1971. — Essai de classification des Nématodes Héligmosomes. Corrélation avec la paléobiogéographie des hôtes. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, nlle sér., sér. A, Zool., *49* : 126 p.

Durette-Desset, M.-C., J. M. Kinsella et D. J. Forrester, 1972. — Arguments en faveur de la double origine des Nématodes néarctiques du genre *Heligmosomoides* Hall., 1916. *Ann. Parasitol. hum. comp.*, *47* (3) : 365-382.

Durette-Desset, M.-C. et A. G. Chabaud, 1977. — Essai de classification des Nématodes Trichostrongyloidea. *Ann. Parasitol. hum. comp.*, *52* (5) : 539-558.

Durette-Desset, M.-C. et A. G. Chabaud, 1981. — Sur les Molineinae de Mammifères. *Ann. Parasitol. hum. comp.*, sous presse.

Source : MNHN, Paris

DISCUSSION

SPRENT. — I understand that M^me^ Durette-Desset does not known whether the most ancient host of *Herpetostrongylus* was a mammal or a reptile. Can the Herpetologists inform us about tbe time of arrival of the Varanids and Pythons in Australia because this may have some bearing on this question.

HOFFSTETTER. — Nous avons très peu de renseignements sur ces groupes en Paléontologie : Les 1ers Pythons connus en Asie sont du Miocène. Aucun fossile n'est connu en Australie ; les plus anciens Varanidae sont nord-américains ; en Europe, on les trouve au début du tertiaire, puis les vrais Varanidae se rencontrent en Afrique au Miocène, mais viennent sûrement d'ailleurs ; à ce moment, on n'en trouve plus en Amérique du Nord.

LAVOCAT. — On ne sait rien sur les Mammifères australiens avant l'Oligocène.

DURETTE-DESSET. — L'Herpetostrongylinae morphologiquement le plus primitif, actuellement connu, est parasite d'un Python australien.

Source : MNHN, Paris